

Über die Entstehung der Chlorophyllkörner.

Von Dr. Carl Mikosch.

(Mit 2 Tafeln.)

(Arbeiten des pflanzenphysiolog. Institutes der k. k. Wiener Universität.)
(XXX.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Juli 1885.)

Es ist ein Verdienst H. v. Mohl's, der erste erkannt zu haben, dass die Grundsubstanz des Chlorophyllkorns protoplasmatischer Natur ist. Wie in anderen Fragen, sprach sich Mohl auch hier sehr vorsichtig aus: man findet die Chlorophyllkügelchen in Pflanzentheilen, aus denen mit Alkohol der Farbstoff ausgezogen wurde, der Grösse nach unverändert als eine halbweiche Masse, welche sich mit Jod gelb färbt, also stickstoffhaltig ist. Ob dieselbe gerade Eiweiss ist, wofür sie Treviranus erklärt, mag dahin stehen, wahrscheinlich ist es dagegen, dass es eine Proteinverbindung ist.¹ Weitaus bestimmter trat Sachs in derselben Frage auf. Sachs bezeichnet die Grundmasse des Chlorophylls als einen dem Protoplasma nächstverwandten Stoff, wenn nicht selbst als Protoplasma. Die Grundmasse des Chlorophylls in den Endospermzellen von *Viscum*, in vielen grünen Algen, bei *Anthoceros*, sowie in vielen Embryonen scheint ihm directe das Protoplasma die Zelle zu sein. Für die Chlorophyllkörner ist ihm wahrscheinlich, dass eine Trennung des ursprünglichen Protoplasma in zwei verschiedene Substanzen stattgefunden hat, von denen die eine sich grün färbt und Körnerform annimmt, während die andere dazwischen liegen bleibt und nur einen farblosen Schleim darstellt, in dem die grünen Körner eingebettet sind.²

¹ Vegetab. Zelle p. 46.

² Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll, Flora 1862, p. 132—134.

Auch über die Entwicklungsgeschichte der Chlorophyllkörner äussert sich Mohl sehr kurz, obwohl er auch derjenige war, der die ersten richtigen Vorstellungen über diesen Vorgang hatte. Er theilt nur Ideen mit, welche von späteren Beobachtern fruchtbringend verwerthet wurden. Das Chlorophyll entsteht in nächster Verbindung mit dem Protoplasma, indem einzelne Partien eine grünliche Farbe annehmen, wobei sie die Form von schleimig-körnigen Wölkchen ohne feste Begrenzung zeigen. Sind Stärkekörner vorhanden, so umkleiden sich diese mit einer Chlorophyllhülle, in anderen Zellen trifft man gleich Chlorophyllkügelchen; einen ursächlichen Zusammenhang zwischen Stärkekorn und Entstehung des Chlorophyllkorns nimmt Mohl nicht an.¹

Ausführliche Beobachtungen über die Entstehung der Chlorophyllkörner stellte A. Gris an² und sucht letztere in Beziehung zum Zellkern zu bringen. Infolge dieser irrthümlichen Anschauung leidet die Darstellung der sonst vortrefflichen Beobachtungen. Klarer gestellt wurde unsere Kenntniss über die Entstehung der Chlorophyllkörner durch die Untersuchungen von Sachs. Sachs konnte auch auf Grund der vorliegenden Beobachtungen Mohl's, Gris's und seiner eigenen, deren zufolge die Plasmanatur der Chlorophyllkörner ausser Zweifel gestellt wurde, die Entstehung letzterer leichter als seine Vorgänger verfolgen; er beschreibt diesen Vorgang als einen Zerfall des Plasmabeleges in dicht beisammenliegende Körner unter gleichzeitigem, oder nachfolgendem oder verhergehendem Ergrünen.³ Da aber die genaue Untersuchung zeigt, dass die Körner in einer farblosen Grundmasse eingebettet sind, so ist ein einfacher Zerfall des Plasmabelegs nicht leicht vorstellbar; Sachs erklärt den sichtbaren Hergang (Zerfall) folgendermassen: „In der Anfangs homogenen Gallerte bilden sich einzelne Punkte durch Ansammlung eines Bestandtheiles der Gallerte; um diese Centra herum lagern sich die gleichartigen Moleküle der Gallerte durch einen

¹ L. c. p. 47.

² Recherches microscopiques sur la Chlorophylle: Annales des scienc. nat. 4. série, t. VII.

Flora, 1862; bot. Zeitung 1862. Experimentalphysiol. p. 317.

inneren Bewegungsprocess so lange, bis eine Sonderung zweier weicher, innig gemengter Substanzen der Gallerte eingetreten ist; die eine Substanz bildet die Chlorophyllkörner, während die andere zwischen ihnen liegen bleibt und sich nicht grün färbt.¹ Die Beziehung der Stärke zur Entstehung der Chlorophyllkörner betreffend meint Sachs, es könne in Organen, die ursprünglich nicht zur Chlorophyllbildung bestimmt sind, vorkommen, dass sich früher farbloses Plasma um Stärkekörner herumlagert, sie einhüllt und dabei selbst ergrünt. Diese Form nennt er falsche oder nachahmende Chlorophyllkörner. Echte Chlorophyllkörner entstehen aber auf diese Weise nicht.² Letzteren Fall, die Entstehung echter Chlorophyllkörner aus falschen, unterzogen Haberland³ und ich⁴ einer eingehenden Untersuchung und fanden wir, dass thatsächlich in gewissen Organen die Stärkekörner sich mit grünen, eventuell gelbgefärbten Plasmahüllen umgeben, und dass innerhalb dieser ein Zerfall und allmähliches Verschwinden der Stärke eintritt, wobei das Chlorophyllkorn nicht nur intensiver gefärbt wird, sondern auch an Masse gewinnt.

Die Resultate unserer Beobachtungen stimmten auch mit den Ergebnissen einer von Wiesner durchgeführten Untersuchung über die Entstehung des Chlorophylls, der zufolge es wahrscheinlich wurde, dass die Reservestoffe, und unter diesen in erster Linie die Stärke die Muttersubstanz des Chlorophylls respective des Etiolins darstellen.⁵ Ich nannte die durch Umlagerung von gefärbtem Plasma um schon vorhandene Stärkekörner und durch nachherige Auflösung letzterer entstandenen Chlorophyllkörner Stärkechlorophyllkörner zum Unterschiede von jenen, die durch directe Differenzirung aus dem Plasma hervorgehen, welche ich als Plasmachlorophyllkörner bezeichnete. Erstere Entstehungsart der Chlorophyllkörner wurde von Dehnecke in seiner bekannten Arbeit über nicht assimilirende Chlorophyllkörner geleugnet.⁶ Genannter Beobachter erklärt alle

¹ Flora, 1862, p. 162. — ² Experimentalphysiologie, p. 315.

³ Bot. Zeitg.

⁴ Untersuchungen über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzb. d. k. A. d. W. 1878.

⁵ Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze. Wien 1877.

⁶ Über nicht assimilirende Chlorophyllkörner. Inauguraldissertation.

Angaben, welche von mir über Entstehung der Stärkechlorophyllkörner gemacht wurden, für unrichtig und behauptet, dass überall dort, wo ich eine solche Entstehungsweise angenommen habe, das Chlorophyll resp. Etiolinkorn das Prius, die Stärke des Posterius ist.

Dehneke's Behauptungen schienen sich bewahrheiten zu wollen, als A. F. W. Schimper die interessante Auffindung machte, dass in gewissen Pflanzentheilen die in Entwicklung begriffenen Stärkekörner nicht von gewöhnlichem Protoplasma umgeben sind, sondern in eigenthümlich dichtbrechenden Körperchen von gewöhnlich kugelig oder spindeliger Gestalt eingeschlossen oder an solchen befestigt sind. ¹

Diese Körper stehen ihrem chemischen Charakter nach dem Protoplasma sehr nahe; Schimper nannte sie Stärkebildner. Zwischen Stärkebildnern und Chlorophyllkörnern bestehen mannigfache Analogien, ja es können selbst unter dem Einfluss des Lichtes die Stärkebildner in Chlorophyllkörner umgewandelt werden. „Die Umwandlung findet stets in gleicher Weise statt, die Stärkebildner nehmen bedeutend an Grösse zu unter partieller oder vollständiger Auflösung der Stärkekörner und erzeugen gleichzeitig das Pigment.“ ²

Bezüglich der Entstehung der Stärkebildner theilt Schimper mit, dass sie durch Differenzirung aus dem anfangs gleichmässig dichten Plasma hervorgehen, mithin dieselbe Entstehungsweise besitzen wie die Chlorophyllkörner, was ja auch vorauszusehen war, nachdem sie substantiell wenig oder gar nicht verschieden sind und auch in ihrer Function unter Umständen vollständig übereinstimmen können.

In einer zweiten, drei Jahre später erschienenen Abhandlung vertritt Schimper, bezüglich der Entstehung der Chlorophyllkörper, respective ihrer farblosen Grundlagen, der Stärkebildner, eine ganz andere Ansicht. ³ Er sucht hier nämlich, ähnlich wie es Schmitz für die Chromatophoren der Algen gethan hat, ⁴ den

¹ Unters. über die Entstehung der Stärkekörner Bot. Zeitg. 1880.

² L. c. p. 895.

³ Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner u. Farbkörper, Bot. Zeitg. 1883.

⁴ Die Chromatophoren der Algen.

Nachweis zu liefern, dass genannte Körper nicht durch Differenzirung aus dem Plasma, sondern aus ähnlichen Gebilden durch Theilung entstehen. Der wirkliche Nachweis des Vorhandenseins von Chlorophyllkörnern in ganz jungen Geweben, von denen man bislang annahm, dass sie dort erst entstehen, ist genanntem Forscher nur für einige Stamm- und Wurzelvegetationspunkte gelungen. Im Vegetationspunkt des ruhenden Embryo, meint Schimper selbst, sei es unmöglich die Plastiden (Collectivname für Chlorophyllkörner und Stärkebildner) zu sehen wegen der grossen Dichte des Zellinhaltes.¹ Das Vorhandensein derselben erschliesst er aus ihrer Anwesenheit in den Cöyledonen und den nicht meristematischen Theilen der Keimaxe. Auch dort, wo der Embryo ergrünt ist, man also nach Schimper mit Gewissheit Chlorophyllkörner erwarten sollte, fand er nur Stärkekörner, die von ergrüntem Plasma eingehüllt sind; „es ist mit Sicherheit anzunehmen, dass die Stärkekörner in zarten Leukoplastiden (Stärkebildner) eingeschlossen sind, die wegen der Dichtigkeit des Zellinhaltes nicht direct sichtbar sind.“² Ich will auch noch darauf hinweisen, dass, vorausgesetzt, es seien in den erwähnten Geweben thatsächlich schon differenzirte Plastiden vorhanden, noch immer nicht die Unmöglichkeit ihrer Entstehung auf eine andere Weise als durch Theilung bewiesen ist. Der Schimper'schen Ansicht über die Entstehung der Chlorophyllkörner schliesst sich auch A. Meyer in seiner umfangreichen Arbeit an.³ Ich werde auf diese exacte und in den strittigen Fragen sehr objectiv gehaltene Untersuchung später noch zurückkommen.

Es stehen sich mithin bezüglich der Entstehung der Chlorophyllkörner zwei Ansichten einander gegenüber: die ältere, welcher auch ich mich angeschlossen habe, dahingehend, dass die Chlorophyllkörner, respective ihre farblosen Grundlagen, mögen sie Stärkebildner, Leukoplastiden, Anaplasten oder Etiolinkörner heissen, durch Differenzirung aus dem Plasma entstehen; nach der

¹ Bot. Zeitg. 1883, p. 110.

² L. e. p. 111.

³ Meyer A., Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883.

anderen Ansicht findet überhaupt keine Neubildung genannter Gebilde statt, sondern dieselben gehen durch Theilung aus schon vorhandenen hervor.

Die Entstehung von Chlorophyllkörnern durch Umlagerung gefärbten (ungefärbten) Plasmas um vorhandene Stärkekörner wird geleugnet; in allen diesen Fällen wird das Plasmakorn, Stärkebildner, als das primäre angenommen. Zugegeben wird, dass aus mit Stärke gefüllten Stärkebildnern durch theilweise oder gänzliche Auflösung der Stärke unter gleichzeitiger Grössenzunahme des Stärkebildners und gleichzeitigem Ergrünen echte Chlorophyllkörner gebildet werden, deren plasmatische Grundlage aber nicht in der Zelle entstanden, sondern aus schon vorhandenen Körnern durch deren Theilung hervorgegangen sind.

Da ich mich, wie oben erwähnt, mit vorliegender Frage selbst einmal beschäftigte und neuere Beobachter zu ganz anderen Resultaten gekommen waren, so konnten mich letztere, welche mit verbesserten optischen Hilfsmitteln, sowie mit Zuhilfenahme von mittlerweile bekannt gewordenen, nicht zerstörend wirkenden Präparationsflüssigkeiten gewonnen wurden, nicht gleichgiltig lassen.

Ich beschloss daher, die Entstehung der Chlorophyllkörner unter Zuhilfenahme der neuen Erfahrungen abermals zu studiren und theile im Folgenden die Resultate meiner Untersuchungen mit. Es geschah dies nicht, um die in meiner ersten Arbeit über denselben Gegenstand ausgesprochenen Ansichten zu vertheidigen oder zu berichtigen, sondern ich hatte nur ein Ziel vor Augen, nämlich Thatsachen festzustellen, auf deren Grund wir zu einer richtigen Vorstellung über Vorgänge, die sich im lebenden Plasma abspielen, gelangen können. Es möge daher diese Abhandlung, obwohl ich darin zum Theil in Widerspruch mit den Beobachtungen neuerer Forscher stehe, nicht als eine polemische aufgefasst werden, da sie nicht dem Streite, sondern einzig und allein der Erkenntniss thatsächlicher Verhältnisse dienen soll.

Bevor ich die Beobachtungen selbst bespreche, will ich in Kürze Einiges über die angewandten Präparationsflüssigkeiten anführen. Gewöhnlich wird in Wasser beobachtet; die Erfahrung

lehrte aber, dass reines Wasser auf lebendes Plasma giftig wirkt; bei Anwendung desselben hat man zweifellos pathologische Veränderungen vor sich und die Beobachtung muss zu irrtümlichen Schlüssen und unrichtigen Ansichten führen. Die sichtbare Folge der Einwirkung reinen Wassers auf Protoplasma ist Quellung; differenzierte, besonders abgegrenzte Plasmakörper zerfließen in einander und bilden dann eine homogene mitunter körnige Plasmamasse. Die quellende Wirkung kommt zunächst bei verletzten Zellen in Betracht; es ist sehr wahrscheinlich, dass, sobald man den betreffenden Schnitt in den Beobachtungstropfen eingeführt hat, die vorhandenen differenzierten Plasmakörper sich noch vor Eintritt der Beobachtung der Wahrnehmung entziehen und die Existenz derselben daher für das untersuchte Gewebe nicht nachgewiesen werden kann. In unverletzten Zellen tritt die schädliche Wirkung des Wassers, wenn auch später, aber doch früh genug ein. Man suchte daher nach Flüssigkeiten, welche die Strukturverhältnisse im Plasma oder bestimmte Entwicklungszustände in der Struktur fixiren. Als solche werden vorzugsweise absoluter Alkohol, Osmiumsäure und Pikrinsäure bezeichnet. Dieselben leisten bei gewissen Untersuchungen, so namentlich bei Kernstudien, ausgezeichnete Dienste. Für das Studium der Entwicklung der Chlorophyllkörner in ganz jungen Geweben sind genannte Flüssigkeiten nach meinen Erfahrungen jedoch nicht brauchbar, da sie sofort tödtend auf das Plasma einwirken, Contractionen hervorrufen, wodurch sich begreiflicherweise Strukturänderungen im halbweichen Plasmakörper ergeben werden. Ich wählte zu meinen Untersuchungen eine schwachprocentige (5—10%) Rohrzuckerlösung als Präparationsflüssigkeit und fand, dass diese allen Anforderungen entspricht.

Eine Zuckerlösung von angegebener Concentration wirkt nicht quellend, und in den ersten 20 Minuten auch nicht contrahirend, Protoplasmaströmung findet mit unveränderter Geschwindigkeit statt, es ist daher anzunehmen, dass, vorausgesetzt, man zieht nur unverletzte (nicht durchschnitene) Zellen in Betracht, das Protoplasma innerhalb angegebener Zeit ungestört functionirt. Wenn ich nicht ausdrücklich die Präparationsflüssigkeit bezeichne, so ist bei Besprechung meiner Beobachtungen als solche stets Zuckerlösung gemeint. Die Zuckerlösung gewährt auch

noch den Vortheil, dass man mit ihr bei längerer Einwirkung die für die Struktur sich ergebenden Folgen der Contraction und des Wasserverlustes Schritt für Schritt verfolgen kann.

Schliesslich will ich bemerken, dass ich die älteren Bezeichnungen Chlorophyllkorn, Eliolinkorn aufrecht erhalte.

Als ganz besonders günstiges Objekt für das Studium der Entstehung der Chlorophyllkörner führe ich die Cotylen von *Helianthus annuus* an. Günstig für die Beobachtung ist dieses Material insbesondere deshalb, weil in den zu untersuchenden Zellen wenig oder heinahe gar keine Stärke die Beobachtung stört. Andererseits sind die Cotylen keimender *Helianthus*-Samen so reich an Protoplasma und wird auch solches in so grosser Menge neugebildet, dass die Entwicklung von besonders differenzirten Plasmakörpern darin verhältnissmässig mit Leichtigkeit verfolgt werden kann. Auch möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass die Präparation dieses Untersuchungsmaterials mit geringen Schwierigkeiten verbunden ist.

Im ruhenden Zustande sind die Cotylen von *Helianthus* mit Aleuronkörnern erfüllt, welche in einer öligen Grundmasse eingebettet zu sein scheinen. Behandelt man Schnitte durch längere Zeit mit Äther, wodurch alles Öl entfernt wird, so bleiben die Aleuronkörner in der ursprünglichen Lage zurück, allerdings mit etwas verändertem Aussehen; sie zeigen nämlich jetzt stellenweise kugelförmige Hohlräume (Taf. I, Fig. 1), woraus zu schliessen wäre, dass das Öl nicht nur als Grundmasse zwischen den Aleuronkörnern vorkommt, sondern zum Theil auch in den Aleuronkörnern selbst enthalten ist.

Ich erwähne diese für meine Zwecke gleichgiltige Beobachtung hier deshalb, weil von Pfeffer auf Grund seiner ausgedehnten Untersuchungen über Aleuronkörner angenommen wird, dass in den Proteinkörnern kein Öl enthalten ist.¹ Werden nun die entfetteten Schnitte mit Wasser oder noch besser mit Eisessig behandelt, so lösen sich die Aleuronkörner sofort und es bleibt das bereits von Pfeffer erwähnte Protoplasmanetz übrig, dessen Hohlräume die Aleuronkörner ausfüllten. (Taf. I, Fig. 2.)

¹ Untersuchungen üb. die Proteinkörner, Pringsheim's Jahrb. VIII pag. 436—440.

In diesem Netze finde ich nun weder in den Maschenräumen noch in den Balken irgend welche differenzierte Plasmakörper. Die Balken erscheinen vollkommen homogen, schwach lichtbrechend, stellenweise erscheint wohl die Balkensubstanz von unendlich kleinen, nicht mehr messbaren, das Licht stärker brechenden Körnchen durchsetzt, was auch in Taf. I, Fig. 2 angedeutet ist.

Für schon vorhandene Etiolinkörner (Anaplasten nach Meyer, Leukoplastiden nach Schimper) kann ich sie jedoch nicht erklären, da ich ja sonst alle körnigen Bildungen im Zellplasma, die Mikrosomen ebenfalls, als solche ansprechen müsste. Übrigens lehrten ja auch die folgenden Beobachtungen, dass diese Körnchen mit späteren Chlorophyllkörnern gar nichts zu thun haben. Man wird mir aber einwenden, dass durch die Einwirkung des Wassers die in den Zellen vorhandenen Anaplasten zerstört wurden. Zugegeben, es wäre dies wirklich der Fall, so müssten ja doch diese gegen Wasser sehr empfindlichen Bildungen während des Keimungsstadiums, wo der Wassergehalt an den Zellen bedeutend steigt, was ja schon aus dem Schäumigwerden des Protoplasma hervorgeht, zerstört werden. Überdies ist ja auch zu berücksichtigen, dass eben im Gewebe keimender Pflanzen in dem Protoplasma mannigfache molekulare Umlagerungen vor sich gehen, welche eine Veränderung und Zerstörung der vorhandenen Struktur zur Folge haben werden. Was die concentrirte Essigsäure betrifft, so werden nach meinen Erfahrungen Proteinkörner darin gelöst. Tangl gibt für die Aleuronkörner der Erbse sehr starke Quellung in concentrirter Essigsäure an.¹ Die übrigen Plasmabildungen werden von concentrirter Essigsäure nicht verändert. Nach Meyer quellen ausgebildete Chlorophyllkörner in Eisessig ohne Änderung der Struktur um die Hälfte ihres Volumens auf; Zusatz von Wasser restituirt wieder die vorige Grösse.²

Untersucht man Cotylen keimender Samen, und zwar von einem Entwicklungsstadium, in dem das Würzelchen die Samen-

¹ Tangl, Protoplasma der Erbse, p. 37—39. Sitzb. d. k. A. d. W. I. Abth., 1877.

² L. c. p. 22.

schalen zu durchbrechen beginnt, so findet man Gestalt und Grösse der Mesophyllzellen nicht erheblich geändert, dagegen das Innere der Zellen erfüllt von einer trüben Emulsion; in derselben bemerkt man einige wenige Plasmastränge, welche aber in keiner Beziehung zur Bildung von Chlorophyllkörnern, respective deren farblosen Grundlagen stehen. Jene geht vielmehr vorzugsweise im Wandbeleg vor sich. Der Wandbeleg ist von einer grossen Zahl von Körnchen oder Tröpfchen durchsetzt, welche ersteren ein dichtgekörntes Aussehen verleihen. (Taf. I, Fig. 3.) Diese Körnchen lösen sich sofort in Äther, dessgleichen in Eisessig und absolutem Alkohol; letzterer wirkt niemals rasch lösend, sondern es findet bei dessen Einwirkung stets zuerst ein Incinanderfliessen zu einem oder mehreren grösseren Tropfen statt, welche erst nach einiger Zeit sich vollständig lösen.

Hat man mit Äther oder Eisessig behandelt, so bleibt ein dichtes engmaschiges Plasmanetz zurück, in welchem man noch den unveränderten wandständigen Zellkern wahrnehmen kann. (Taf. I, Fig. 4.) Es ist kein Zweifel, dass der hier beobachtete engmaschige Wandbeleg auf das früher erwähnte weitmaschige Plasmanetz des ruhenden Samens zurückzuführen ist. Letzteres hat durch die bei der Keimung wieder erreichte Thätigkeit des Plasma an Masse zugenommen. Im Querschnitt erscheint der Wandbeleg, bestehend aus einer oder 2 Reihen von Körnchen, welche bei Zusatz von Äther sofort verschwinden. (Taf. I, Fig. 5.) Auffallend sind die Veränderungen, welche die Struktur des Wandbeleges im weiteren Verlaufe der Keimung erleidet. An Schnitten, welche um einige Tage älteren Cotylen entnommen sind, finde ich den Wandbeleg nicht mehr so gleichmässig gekörnt, sondern die Körnchen stellenweise dichter aneinander gedrängt. (Taf. I, Fig. 6.)

Das Bild, das man da erhält, ist zu vergleichen mit dem einer aus Körnchen zusammengesetzten Masse, welche an bestimmten Stellen aus dichter Substanz besteht, als die übrige Grundmasse. Übrigens ist schon in diesem Entwicklungsstadium eine Abnahme der Körnchenzahl zu beobachten. In etwas weiter vorgeschrittenen Cotylen zeigt der Wandbeleg direct wieder seine maschige Struktur, die Balken des Netzes erscheinen ziemlich breit von den Körnchen durchsetzt, so dass man ein zierliches Körnchen-

netz vor sich hat, in dessen Maschenräumen man grössere oder kleinere, verschieden gestaltete, ganz schwach contourirte Plasmakörper wahrnimmt, welche bei genauerer Beobachtung auch Körncheneinschlüsse enthalten, die jedoch keineswegs scharfe und deutliche Contouren zeigen, sondern im unveränderten Plasmakörper ein Aussehen besitzen, das auf ein Verschmelzen oder besser gesagt auf ein Einbeziehen der Körnchen in die Grundmasse schliessen lässt. (T. I, F. 7.) Bleibt der Cotyledon im Dunkeln, so nehmen unsere Plasmakörper eine schwachgelbe Färbung an; gelangt er ans Licht, so ergrünen letztere, anfangs ganz schwach. Die Ergrünung ergreift gleichmässig das ganze Plasmakorn (Fig. 7, 8). Bei Zusatz von Alkohol verschwinden die Körnchen.

Wenn ich nun das Bild des zuletzt besprochenen Entwicklungszustandes vergleiche mit dem des vorigen Fig. 6, so ergibt sich sofort, dass an Stelle der dichteren Körnchenhaufen bei Fig. 6, nun in Fig. 7, die zart contourirten in den Maschenräumen des Körnchennetzes liegenden Plasmakörper getreten sind. An eine direkte Umwandlung der Körnchenmasse in die hyaline Grundmasse des Protoplasma ist natürlich nicht zu denken, doch zeigt die Beobachtung, in Verbindung gebracht mit anderweitigen That-sachen, dass die Öltröpfchen oder Körnchen in die plasmatische Grundmasse einbezogen wurden und hier wahrscheinlich unter anderen das Material zum Aufbau neuen Protoplasmas gegeben haben.

Wie schon früher erwähnt, nehmen die schwach contourirten Plasmakörper im Dunkeln eine gelbliche, im Licht zunächst eine schwachgrüne Färbung an; später werden sie dunkler, verändern ihre Gestalt, indem sie sich mehr oder weniger abrunden und der Kugel oder Scheibenform nähern, auch werden ihre Conturen dann deutlicher, endlich findet man sie mitunter in Theilung (letztere tritt allerdings häufiger in späteren Entwicklungsstadien auf). Es wird also wohl erlaubt sein, diese Plasmakörper als Chlorophyll-, resp. Etiolinkörner zu bezeichnen, welche in der Zelle entstanden, und zwar durch einen besonderen im Zell-plasma vor sich gegangenen Differenzirungsvorgang.

Worin die Differenzirung besteht, wie der Vorgang selbst vor sich geht, darüber lassen sich nur Vermuthungen aussprechen, welche, wenn sie auf Beobachtungen gestützt, aber doch einiger-

massen berechtigt sind. Ich will einige Thatsachen anführen, welche herbeigezogen werden können zu der Erklärung eines Vorganges, der uns jetzt noch vollständig in Dunkel gehüllt ist. Erwähnen muss ich aber auch, dass ich die Schlüsse, welche ich aus den beobachteten Thatsachen ziehe, keineswegs als eine mich vollständig befriedigende Erklärung betrachte, sondern nur als einen Versuch, womit Vorgänge, welche im lebenden Plasma vor sich gehen, physikalisch zurecht gelegt werden sollen.

Lässt man auf Schnitte von beiläufig acht Tagen in der Keimung befindlichen Cotylen Äther durch längere Zeit einwirken um sämtliches Fett zu entfernen und beobachtet man dann in verdünnter Zuckerlösung, so erhält man ein Bild, wie Taf. I, Fig. 9 zeigt. Der Wandbeleg erscheint als ein engmaschiges Netz, in dem einzelne dichtere Partien sich befinden. Diese sind in Form und Umfang den oben beschriebenen Plasmakörpern gleich und stellen das Gerüst derselben, mithin die Grundmasse der späteren Chlorophyllkörner vor. Die stellenweise dichteren Anhäufungen der Körnchen bezeichneten uns im unveränderten Zustande (ohne Vorherbehandlung mit Äther) die dichteren Plasmapartien. Präparirt man nun Schnitte von gleichalterigen Cotylen in verdünnter Zuckerlösung und lässt sie längere Zeit darin liegen, ohne die verdampfende Flüssigkeit zu ergänzen, so wird die Zuckerlösung alsbald einen ziemlich hohen Concentrationsgrad erreicht haben und ihre contrahirende Wirkung ausüben.

Nach beiläufig 12 Stunden findet man bereits in einzelnen Zellen den Plasmaschlauch contrahirt und überall dort, wo die Contraction eingetreten ist, kann man noch eine andere auffallende Veränderung beobachten: die Körnchen und Tröpfchen, welche den Raum zwischen den bereits differenzirten Chlorophyllkörnern erfüllen, scheinen in einander zerfließen zu sein und bilden eine das Licht stark brechende, zwischen den Chlorophyllkörnern liegende Masse, welche bei weiterer Einwirkung der Zuckerlösung in einzelne unregelmässig begrenzte Portionen zerfällt. (Fig. 10.) Behandelt man nun mit Äther, so erscheint der Wandbeleg aus einzelnen grösseren und kleineren selbstständigen Plasmakörpern zu bestehen, welche alle gleiche Struktur besitzen und unter einander durch dünne Plasmafäden zusammenhängen.

(Taf. I, Fig. 11.) Die schon in der lebenden Zelle vorhandenen Chlorophyllkörper unterscheiden sich von den durch die contractile Wirkung der Zuckerlösung künstlich erzeugten differenzierten Plasmamassen dadurch, dass sie in Folge dieses Reagens schärfere Contouren, sowie meist abgerundete, kugelähnliche Gestalten annehmen. Ich machte oben aufmerksam, dass der Wandbeleg einen netzförmigen Bau zeigt; denselben zeigen auch die in ihm liegenden Plasmakörper; bei den Chlorophyllkörnern sind die Maschenräume viel enger als in den übrigen Partien des Wandbeleges, ja meist so eng, dass sie im intacten Zustand gar nicht wahrgenommen werden können; das Korn erscheint im günstigsten Fall nur granulirt, womit seine eigentliche Struktur angedeutet ist, meist ist auch dies nicht zu beobachten, sondern man sieht die Körner nur hyalin, ohne dass irgend eine Struktur hervortritt.

Alkohol ruft ähnliche Veränderungen wie Zuckerlösung hervor; doch wirkt der Alkohol rasch, die einzelnen Phasen der Veränderung folgen in kurzen Pausen aufeinander, auch wird in Alkohol ein Theil des Öls gelöst, wodurch die Bilder stets getrübt werden.

Zuckerlösung und Alkohol sind wasserentziehende Mittel, bei Anwendung derselben zerfällt der plasmatische Wandbeleg in einzelne Portionen, eine Thatsache, welche ich nicht nur im Mesophyll der Cotylen von *Helianthus*, sondern auch in den Palisadenzellen der primordialen Blätter von *Phaseolus*, *Pisum* constatirte. Da nun die Beobachtung lehrte, dass in den frühesten Entwicklungsstadien des Plasma im Wandbeleg ein gleichmässiges Netz bildet, das mit dem Fortschreiten der Keimung an Masse zunimmt und in den später dichteren Partien auftritt, da dieses Netz nur die Durchschnittsansicht eines schwamm- oder gerüstförmig gebauten Körpers ist, der in jugendlichen Zellen stets von wässrigen Flüssigkeiten durchtränkt ist und da weiters der Wassergehalt innerhalb eines wachsenden Plasmakörpers stets ein wechselnder sein muss und die Chlorophyllkörner, respective ihre farblosen Grundlagen, wie die Beobachtung lehrt, aus dichterer wasserärmerer Substanz bestehen, so kann man sich die Differenzirung, welche innerhalb eines Plasmakörpers zur Entstehung der Chlorophyll- oder Etiolinkörner führt, als die

Folge eines Contractionsvorganges vorstellen, der durch die auf bestimmte Stellen beschränkte Verminderung des Wassergehaltes verursacht wird. Die Körnechenhaufen, welche man in den lebenden Zellen im Wandbeleg wahrnimmt, zeigen eben jene Stellen im Plasma an, wo die Verdichtung stattgefunden hat. Die Chlorophyllkörner können wir mithin nur als die durch einen bestimmten Vorgang verdichteten Partien des Zellplasma vorstellen. Schmitz machte eine ähnliche Annahme; in seinem Werke „Die Chromatophoren der Algen“, heisst es: „ich möchte annehmen, dass diese Grundsubstanz der Chromatophoren nichts anderes darstellt, als einen besonders abgegrenzten Theil des Protoplasma, der zu besonders physiologischen Functionen auch besonders gestaltet und differenzirt ist, dessen ursprüngliches Netzwerk wesentlich verengt und verdichtet ist“. ¹

Von grossem Interesse waren für mich die an den Blättern von *Allium* gemachten Beobachtungen. Diese Pflanze wurde von Sachs und von A. Meyer benützt, um die Entstehung der Chlorophyllkörner zu studiren. Sachs schreibt darüber: ² „Sehr feine Querschnitte, welche ganze und halbe Zellen enthalten, zeigen deutlich einen dichten Gallerteüberzug an der Zellwand, welcher selbst mit den stärksten Objectiven eines sehr guten Hartnack'schen Instrumentes beinahe homogen erscheint, aber zahlreiche, das Licht brechende Punkte erkennen lässt, die ich jedoch nicht als Körnechen bezeichnen möchte, da sie keineswegs die scharfe Begrenzung der bekannten glänzenden Plasmakörnechen haben. Auch zeigen diese Punkte bei sorgfältiger Betrachtung eine gewisse Regelmässigkeit ihrer Vertheilung. Die homologen Zellen derselben Blätter in der Nähe der schon gelbgrünen Spitze zeigen noch dieselbe Auskleidung mit Gallerte, die aber auf den ersten Blick sehr grumös aussieht, bei längerer aufmerksamer Betrachtung aber zeigt, dass die homogene Gallertemasse noch dieselben anders brechenden Stellen enthält, wie früher, dass aber diese Stellen sich erweitert haben; es sind scheinbare Körner in der Grundmasse entstanden, die sich aber noch nicht scharf von einander abgrenzen; man kann nicht deutlich erkennen, ob die körnerartigen Concretionen stärker das

¹ Chromatophoren der Algen, p. 33. — ² Flora, 1862, p. 121.

Licht brechen, als die dazwischen liegende, sie trennende Masse. Behandelt man die Objecte mit einer sehr schwachen Jodlösung, so färbt sich die ganze Gallerte hellbräunlich und wenn man den Vorgang verfolgt, so erkennt man deutlich, dass dies grumöse Aussehen nicht von scharf begrenzten Körnern herrührt, sondern die ganze Gallerte ist eine continuirliche Masse mit dichteren und minder dichteren Stellen.“ Sachs erklärt nun auch den beschriebenen Vorgang; er nimmt an, dass in der anfangs homogenen Gallerte durch Ansammlung eines Bestandtheils der Gallerte einzelne Centra entstehen, um welche herum sich die gleichartigen Moleküle durch einen inneren Bewegungsprocess so lange herumlagern, bis eine Sonderung der vorher innig gemengten Substanzen der Gallerte stattgefunden hat; die eine Substanz bildet die Chlorophyllkörner, die andere bleibt zwischen ihnen liegen und färbt sich nicht grün.¹

Ganz entgegengesetzt lauten die Angaben von A. Meyer über denselben Gegenstand. Nach Meyer ist von einer Entstehung der Autoplasten nichts zu beobachten, „denn wir finden schon in den farblosen Meristemzellen der Blattbasis kleine, farblose Trophoplasten, welche mit dem Wachsthum der Zelle an Grösse und durch die Beleuchtung nach und nach auch an Intensität der Färbung zunehmen, sich durch Theilung vermehren und schliesslich die Autoplasten der Parenchymzellen des fertigen Blattes vorstellen.“²

Diese in scharfem Gegensatze zueinander stehenden Beobachtungen zweier Forscher bestimmten mich, der Entstehung der Chlorophyllkörner bei *Allium Cepa* einige Aufmerksamkeit zu schenken. Nach dem, was ich beobachtet, entstehen in den Meristemzellen ganz junger Blätter von *Allium* Chlorophyll, respective Etiolinkörner, und zwar entstehen sie sehr frühzeitig, meist schon zu einer Zeit, wo die Blätter noch tief im Innern der Zwiebel, dicht bedeckt von den Zwiebelschalen sich befinden.

Meyer hat — nach seinen Angaben — 2 Dem. lange Blätter untersucht; da finde ich es begreiflich, dass die Untersuchung stets ausgebildete Autoplasten ergeben hat; denn man kann schon in Blättern, welche die Scheide eben durchbrochen haben und

¹ L. c. p. 162. — ² L. c. p. 76.

von der Spitze bis zur Basis hinab ergrünt sind (die jungen Blätter ergrünen ziemlich tief innerhalb der Zwiebelschalen) in sämtlichen Mesophyllzellen reichlich Chlorophyllkörner auffinden.

Ich muss annehmen, dass alle diese Chlorophyllkörner an Ort und Stelle entstanden sind, da ich in Meristemzellen an der Basis von ganz jungen Blattanlagen (5 Mm. Länge) trotz eifriger Bemühens keine differenzirten Plasmakörper auffinden konnte. Schreitet man in der Untersuchung genannter Blätter höher hinauf, so erscheinen erst in der zweiten Hälfte gegen die Spitze zu gelb oder grün gefärbte, meist spindel- oder stäbchenförmige Körper, welche theils dem Wandbeleg (Fig. 12), theils der centralen Plasmamasse (Kerntasche) angehören.

In älteren Blättern findet man keine Spindeln mehr, sondern nur scheibenförmige, intensiv grüne Chlorophyllkörner. Erst diese theilen sich sehr lebhaft, während man an den Körnern jüngerer Zellen Theilungsstadien entweder gar nicht oder nur sehr spärlich beobachten kann.

Was nun die Entstehung der Chlorophyllkörper selbst betrifft, so lässt sich bei *Allium* die Sache nicht so klar verfolgen, wie es bei *Helianthus* der Fall ist. Ich konnte nur einzelne Phasen der Entwicklung beobachten.

Mit Sicherheit kann constatirt werden, dass ein Ergrünen oder Gelbwerden des gesammten Wandbeleges nicht stattfindet; der Entstehung des Farbstoffes geht stets die Differenzirung der Plasmakörner vorher, und zwar geschieht dies, wie oben erwähnt, sehr frühzeitig. In Blattanlagen von 5 Mm. Länge führen die Mesophyllzellen der Spitze (oder nahe der Spitze) reichlich Chlorophyllkörper. An der Basis findet man jedoch das Plasma der noch im meristematischen Zustande stehenden Parenchymzellen gar nicht differenzirt. Der Wandbeleg erscheint hyalin, mitunter auch grumös; der Zellkern ist entweder wandständig oder central; im letzteren Falle ist die Kerntasche mit dem Wandbeleg durch einige wenige Plasmazüge verbunden. — Von besonders differenzirten plasmatischen Körpern ist nichts wahrzunehmen, ausgenommen eigenthümlicher, das Licht stark brechender, scharf contourirter, kugelförmiger Körper, welche im Plasma regellos zerstreut liegen. (Fig. 13, 14, 15.) Als ich dieselben das erstemal wahrnahm, glaubte ich die von A. Meyer

angegebenen Trophoplasten vor mir zu haben und wurde in diesem Glauben um so mehr bestärkt, als namentlich die grossen Mesophyllzellen, unmittelbar unter der Palisadenschichte, besonders reich an den erwähnten Körpern sind, man sie hier also am leichtesten auffinden kann und in jenen Zellen auch von A. Meyer die Trophoplasten am deutlichsten beobachtet wurden und weil ferner genannte Körper sehr häufig in verschiedenen Entfernungen zu zweien nebeneinander liegen und sie in Folge dessen ganz den Eindruck von sich theilenden Etiolinkörnern hervorrufen (Fig. 14). Über die chemische Natur dieser Körper lässt sich mit Bestimmtheit nur so viel sagen, dass ihre Substanz mit der des Protoplasmas nicht gleichartig ist. Bei längerer Einwirkung von Wasser kann man eine Verringerung ihrer Zahl beobachten; der in Wasser erhalten gebliebene Rest löst sich in Äther sofort, schwerer in Alkohol, gar nicht in Weingeist. In Eisessig fließen sie in einander, quellen auf und verschwinden endlich ganz. Chloral löst sie langsam. Goldchlorid färbt einige violett. — Osmiumsäure schwärzt sie.

Zur Genüge geht aus diesem verschiedenartigen Verhalten hervor, dass man es hier mit einem öl- oder fettartigen, keineswegs aber mit einem protoplasmatischen Körper zu thun hat. In älteren Zellen findet man diese Körper nicht mehr oder nur in sehr geringer Zahl.

Bezüglich des Plasma erwähnte ich früher, dass dasselbe in der lebenden Zelle hyalin oder seltener grumös erscheint. Ein grumöses Aussehen gewinnt auch das hyaline Plasma nach Behandlung mit Äther oder Alkohol; es wird wohl durch Anwendung solcher wasserentziehender Mittel der im Zellsaft gelöste Zucker gefällt, die Bilder werden dadurch verundeutlicht und der ganze Zellinhalt bekommt dann ein mehr weniger grumöses Aussehen. Lässt man nun wieder Wasser einwirken, um den Zucker in Lösung zu bringen, so bleibt die grumöse Struktur des Plasma erhalten, stellenweise bleibt ein engmaschiges Plasma-gerüst zurück (Fig. 16).

Ich bin der Ansicht, dass das grumöse Aussehen des Plasma nur der sichtbare Ausdruck eines gerüstartigen, in der Flächenansicht netzförmigen Baues ist, welcher aber erst hervortritt, wenn dem Plasma alles Wasser entzogen ist; im lebenden Zu-

stande ist die Gerüstsubstanz gequollen, besitzt dasselbe Lichtbrechungsvermögen wie die das Gerüst umspülende Zellflüssigkeit und erscheint in Folge dessen der ganze Plasmakörper hyalin. Wenn man dem Plasma das Wasser nach und nach entzieht (was möglich ist, indem man die Schnitte in eine verdünnte Zuckerlösung am Objectträger bringt, und das verdunstete Wasser nicht ergänzt), und nun die Veränderungen bei eintretender Contraction, also bei Beginn des Wasserverlustes beobachtet, so sieht man innerhalb des contrahirten Plasmanschlauches zarte Plasmastreifen hervortreten; bei fortschreitender Contraction werden letztere immer deutlicher und schärfer (Fig. 17). Man erhält auf diese Art gleichfalls ein schönes und deutliches Plasmanetz. Weiter gegen die Blattspitze zu traf ich solche Plasmanetze schon ohne irgend welche Vorbehandlung; meist sind dann einzelne Theile der Balken stärker lichtbrechend, dicker; nur diese treten deutlich hervor, die Verbindungsstücke werden gar nicht wahrgenommen und es hat den Anschein, als ob einzelne Stäbchen oder selbst kugelförmige Plasmakörper in einer farblosen Grundmasse liegen würden (Fig. 18). Diese ergrünen und stellen die früher erwähnten, spindel- oder stäbchenförmigen Chlorophyllkörper vor. Sie sind beim Ergrünen schwach contourirt, wachsen zusehends durch Aufnahme neuer Substanz, verändern dabei ihre Gestalt und werden schliesslich scheibenförmig.

Wenn ich nun die an *Allium* gemachten Beobachtungen zusammenfasse, so ergibt sich zunächst die Thatsache, dass in den Meristemzellen der Blattbasis ganz junger Blätter keine Etiolin-Chlorophyllkörner vorkommen, dass letztere jedoch sehr frühzeitig entstehen, meist schon in der Zeit, in welcher das Meristem in Danergewebe übergeht. Das Plasma besitzt gerüstartigen Bau; derselbe ist wegen des mit der Zellflüssigkeit gleichen Lichtbrechungsvermögens des Gerüsts nicht direct sichtbar, tritt vielmehr erst hervor nach Anwendung wasserentziehender Mittel.

In der intacten Zelle erscheint das Plasma hyalin. Die Etiolin- oder Chlorophyllkörner sind besonders differenzirte Theile des Gerüsts; worin die Differenzirung besteht, ob in stellenweise vor sich gehenden Contractionen oder in localer Substanzzunahme, lässt sich nicht mit Bestimmtheit angeben.

Die jungen Chlorophyllkörner sind meist spindel- oder stäbchenförmig, schwach contourirt, nehmen erst im Laufe ihrer Entwicklung schärfere Contouren und die bekannte scheiben- oder kugelförmige Gestalt an; sie sind nicht in einer hyalinen Grundmasse einfach suspendirt, sondern hängen untereinander durch zarte Plasmafäden zusammen. Es bleibt also der ursprüngliche Bau des Plasma erhalten; der ganze Plasmakörper ist als eine gerüstförmige Masse sich vorzustellen, in welchem Gerüst einzelne Partien dichter und mit Farbstoff tingirt sind; die zwischen den Chlorophyllkörnern befindliche Gerüstmasse ist aus oben angegebenen Gründen direct nicht wahrnehmbar.

Ähnliche Beobachtungen machte ich an den Blättern von *Galanthus nivalis*. Leider konnte ich der vorgerückten Jahreszeit wegen nicht ganz junge Blattanlagen untersuchen; sondern musste ich mich bereits $2\frac{1}{2}$ —3 Ctm. langer Blätter bedienen. Natürlicherweise ist daselbst das Meristem der Blattbasis in seiner Entwicklung schon ziemlich weit und findet man daher auch überall, an der Basis wie an der Spitze differenzirte Plasmakörper im hyalinen Wandbeleg, sowie in der centralen Kern- tasche. In der Blattbasis sind diese Körper farblos, ganz schwach contourirt, stets spindelförmig (Fig. 19), mitunter von ganz eigenthümlicher Gestalt (Fig. 20), nehmen in älteren Gewebsschichten schärfere Contouren an, färben sich dort gelb oder grün.

In vollkommen ausgebildeten Mesophyllzellen findet man keine Spindeln mehr, sondern nur scheibenförmige, häufig polygonale Chlorophyllkörner. Erwähnen will ich, dass die Spindeln nicht selten unter einander orientirt sind. Nach etwa halbstündiger Einwirkung einer mässig concentrirten Zuckerlösung treten zwischen den Spindeln oder den schon scheibenförmigen Chlorophyllkörnern, gerade so wie bei *Allium*, farblose Fäden auf. (Fig. 21.)

Figur 22 stellt eine Mesophyllzelle der Blattspitze von *Galanthus* dar, nach Behandlung mit absolutem Alkohol; der Plasmakörper ist contrahirt. Im Wandbeleg (von der Fläche aus) sieht man zahlreiche Chlorophyllkörner und zwischen ihnen ungemein scharf und deutlich Stränge, welche die einzelnen, scheinbar isolirten Chlorophyllkörner mit einander verbinden.

Die Organe, für welche eine Entstehung der Chlorophyllkörner durch Differenzirung des Plasma im Vorhergehenden nachgewiesen wurde, sind stärkeleer. Es ist jetzt noch zu entscheiden, wie sich die Sache dort verhält, wo die Zellen stärkeführend sind.

Ich habe schon früher die Ansicht ausgesprochen, dass in gewissen Fällen die Chlorophyllkörner auch durch Umhüllung der Stärkekörner mit gefärbtem Plasma entstehen können, wobei die Stärke allmählig schwindet und das Plasmakorn an Substanz zunimmt; ich stützte mich bei Aufstellung dieses Satzes auf die bekannten Untersuchungen Wiesner's, sowie auf Beobachtungen, welche von Haberlandt und von mir diesbezüglich angestellt wurden. Meine Ansicht über die Betheiligung der Stärkekörner an dem Vorgange der Entstehung der Chlorophyllkörner wurde von Dehnecke als unrichtig bezeichnet und sie schien nach der Auffindung Schimper's, dass die Stärke nicht an beliebigen Stellen des Plasmas, sondern nur in bestimmten Plasmakörpern entstehe, d. h. die Stärkesubstanz zum Stärkekorn sich organisire, ganz haltlos geworden. Die Stärkebildner können sich unter gewissen Bedingungen in Chlorophyllkörner umwandeln, „wobei sie an Grösse zunehmen, unter partieller oder vollständiger Auflösung der Stärkekörner und gleichzeitiger Erzeugung des Pigments“).¹ In einem Punkte stimmt also Schimper mit mir überein, nämlich in dem, dass aus einem mit Stärke gefüllten Plasmakörper ein echtes Chlorophyllkorn werden kann. Unsere Ansichten gehen aber auseinander in der Beantwortung der Frage, ob die Plasmakörner (durch Differenzirung aus dem Plasma entstanden oder durch Theilung schon vorhandener hervorgegangen) oder die Stärkekörner des *Prius* bei dem besprochenen Vorgange sind.

Schimper gibt an, dass die Substanz der Stärkebildner mit gewöhnlichem Protoplasma nicht identisch ist; die hiefür beigebrachten Gründe scheinen mir aber nicht stichhältig, ja dieselben sprechen vielmehr für die Plasmanatur dieser Körper. Aufquellen in Wasser, Fixiren in Alkohol, Unbeständigkeit, Gelbwerden mit Jod, rothe Färbung mit dem Milon'schen Salz, dies

¹ Bot. Zeit. 1880. p. 895.

sind doch Kennzeichen für Protoplasma oder für Körper, welche der Substanz nach dem Protoplasma sehr nahe kommen.

Ich habe auch die Tinctionsfähigkeit der Stärkebildner und der Chlorophyllkörner geprüft, und ich fand gar keinen Unterschied der Färbung zum übrigen Zellplasma. Alles dies spricht für die Plasmanatur der Stärkebildner. Um nicht missverstanden zu werden, erwähne ich, dass ich keineswegs die Existenz der Stärkebildner anzweifle.

In der Epidermis verschiedener Organe, in Rhizomen geht thatsächlich die Stärkebildung in den stark lichtbrechenden, scharf contourirten Stärkebildnern vor sich und kann ich da Schimper's Beobachtungen nur bestätigen. Ich bemerke aber, dass in diesen Geweben der Plasmakörper auf eine schwach entwickelte Hautschichte den Zellkern, und die Stärkebildner reduziert ist. Hautschichte und Zellkern sind an dem Aufbau und Organisirung neuer Substanzen wohl nicht betheilig, diese Vorgänge müssen also im vorliegenden Falle in den Stärkebildnern vor sich gehen. Anders wird es jedoch in lebhaft vegetirenden Organen sein, wo der active (dichtere) Theil des Plasma als mehr oder weniger deutlich hervortretende Gerüstmasse den Zellraum erfüllt.

Ich will hier noch auf folgende Thatsache aufmerksam machen. Es wurde von J. Böhm der Nachweis geliefert,¹ dass bei Lichtabschluss in grünen oder etiolirten Blättern aus Zucker Stärke gebildet wird. Ich habe Böhm's Versuche wiederholt und kann die von Böhm gefundenen Resultate nur bestätigen. Die vorher entstärkten Blätter enthalten, nachdem sie 24 Stunden auf einer 20⁰/₁₀igen Rohrzuckerlösung gelegen waren, reichlich Stärke. Wo entstand nun diese Stärke? Wenn die Stärkebildung nur in Stärkebildnern vor sich gehen kann, so ist anzunehmen, dass der Umwandlung des Zuckers in Stärke eine bedeutende Vermehrung der Stärkebildner — als solche wären hier die Chlorophyll- oder Etiolinkörner anzusehen — sei es durch Theilung der schon vorhandenen, sei es durch Entstehung neuer, in Folge sich wiederholender Differenzirung des Plasma vorhergehen muss, da vor dem Versuche die Zahl der Chlorophyll-

¹ Über Stärkebildung von Zucker. Bot. Zeit. 1883.

körner in den einzelnen Mesophyllzellen nicht bedeutend vor, nach dem Versuche aber die Zellen mit Stärkekörnern ganz angefüllt waren. Ich fand nun, als ich das Mesophyll von auf Zuckerlösung gelegenen Blättern von *Phaseolus multiflorus* untersuchte, die Chlorophyllkörner nicht in Theilung, auch sonst keine Veränderung im Plasma, welche auf Entstehung neuer Körner schliessen liesse. Wohl sind die Chlorophyllkörner hier gefüllt mit Stärke; aber auch ausserhalb ersterer, im übrigen Zellplasma sind Stärkekörner in grosser Zahl aufzufinden; diese sind doch an Ort und Stelle, im Zellplasma entstanden.

Es scheint mir nicht interesselos zu sein, hier auch einige Beobachtungen, welche ich an der Kartoffelknolle gemacht habe, mitzutheilen. Die unmittelbar unterhalb des Phellogens gelegenen Parenchymzellen enthalten bekanntlich einen centralen Zellkern, dessen hyaline Kerntasche durch einige Plasmabänder mit dem Wandbeleg verbunden ist. Um den Zellkern nimmt man einige stark glänzende, kugelförmige, scheinbar farblose Körperchen wahr, welche von Wiesner als Etiolinkörner,¹ von Schimper als Stärkebildner bezeichnet werden. Beide Bezeichnungen sind richtig; genannte Körper ergrünen am Lichte, woraus hervorgeht, dass sie im Dunkeln Etiolin enthielten (wenn dasselbe auch der geringen Concentration wegen keine sichtbare Färbung hervorruft) und weiter entsteht in ihnen auch Stärke, sie sind daher jedenfalls auch Stärkebildner. Eigenthümlich ist das Verhalten jener Körper gegen absoluten Alkohol; auf Zusatz desselben verschwindet sofort die starke Lichtbrechung; an Stelle der glänzenden hyalinen Kugel bleibt eine leere Blase zurück. Untersucht man nun den Schnitt genauer, so sieht man, dass die den Zellkern umgebenden Blasen nicht isolirt sind, sondern unter einander zusammenhängen; sie erscheinen dann nur als die kugelförmig begrenzten Hohlräume einer netzartig gebauten, den Kern umgebenden Masse. Die Wände dieser Hohlräume sind dichter und breiter als die Netzbalken der übrigen Grundmasse, geben sich daher noch im unveränderten Zustande schon deutlicher zu erkennen; weiter erscheinen sie nicht selten gekörnt. Führt man die Schnitte durch tiefere Parenchymlagen, so bemerkt

¹ Österr. bot. Zeitschrift 1877 p. 11.

man, dass ein oder mitunter auch mehrere Körnchen in den Wänden der Stärkebildner grösser werden und sich auf Zusatz von Jodlösung bläuen, mithin kleine Stärkekörnchen sind. In anderen Zellen findet man die Stärkekörnchen noch grösser werden und sehr häufig trifft man Zellkerne, deren Kerntasche vollständig von grösseren und kleineren Stärkekörnern durchsetzt ist.

Diese Beobachtungen erlauben die Vorstellung, dass die glänzenden Kugeln eigentlich Hohlräume des Plasmagerüstes sind, welche mit einer stark lichtbrechenden Substanz erfüllt sind; aus letzterer wird unter Mitwirkung des umgebenden Plasma die Stärke in fester Form ausgeschieden. Das angelegte Stärkehorn wächst nun weiter und bleibt bei seinem Wachstume in Contact einerseits mit dem Plasma, anderseits mit der im Hohlraume befindlichen Muttersubstanz. Die Blase wird bei dem weiteren Wachstume des Stärkehornes grösser, doch dürfte die Ausdehnung des Hohlraumes nicht nur die Folge der Grössenzunahme des Stärkehornes sein, sondern dieselbe wird wohl auch verursacht durch Aufnahme neuer Muttersubstanz, welche den Raum zwischen Stärkehorn und Plasmawand und zwar einseitig ausfüllt. Höchst selten erscheinen die wachsenden Stärkekörnchen allseitig von ihrer Muttersubstanz umgeben; meist findet man Zustände, wie sie Fig. 25 *c, d* zeigt. Der Stärkebildner stellt da eine elliptische Blase vor, welche dünnwandig ist; nur an einem Pole ist die Wand breiter und dichter (dieser Theil ergrünt auch später), am entgegengesetzten Pol sitzt das Stärkehorn, dasselbe ragt in den Hohlraum hinein, ohne ihn ganz auszufüllen; zwischen dem Stärkehorn und dem grügefärbten Pol liegt ein mehr oder weniger breiter Zwischenraum. Da letzterer häufig übersehen wird, so hat man den Eindruck, als ob kappenförmig ein grün tingirter Stärkebildner auf dem Stärkehorn aufsitzen würde.

Ausserhalb der Kerntasche kommen auch Stärkekörnchen, zerstreut im Wandbeleg und in den verbindenden Plasmafäden vor; niemals war ich aber im Stande, dort die erwähnten lichtbrechenden Körper aufzufinden. Es wäre daher anzunehmen, dass die Muttersubstanz der Stärke in der Nähe des Kerns im concentrirten Grade angesammelt wird, daher die Räume, welche von ihr erfüllt sind, deutlich erkennbar sind; im Wandbeleg und

den Verbindungsfäden hingegen in minder concentrirtem Zustand vertheilt ist. Darauf lässt auch die Thatsache schliessen, dass die Stärkekörner, welche den Zellkern umgeben, weitaus grösser sind und mit Jod intensiver gebläut werden als die im Wandbeleg befindlichen.

Was nun die Chlorophyllkörner betrifft, so habe ich schon oben erwähnt, dass die Wände der blasenförmigen Stärkebildner ergrünen und dass dort, wo das Stärkekorn rasch excentrisch wächst, die Wand an einem Pol an Dicke zunimmt und dem scheinbar kappenförmig am Stärkekorn aufsitzt. Stärkebildner, welche gar keine Stärke erzeugen (d. h. in denen nicht Stärke nachgewiesen werden kann) ergrünen nur sehr schwach, die Wand nimmt gleichmässig an Dicke zu. Ausser diesen schwach ergrüntem Chlorophyllkörnern findet man in der ergrüntem Kartoffelknolle nicht selten ziemlich grosse, unregelmässig begrenzte, häufig gelappte Chlorophyllkörner, welche nichts anderes als einzelne grössere ergrünte Partien des Plasmagerüsts darstellen. Die Grundmasse derselben ist dichter, das Netz daher engmaschiger; in ihnen findet man nicht selten viele, aber stets kleinere Stärkekörner eingeschlossen.¹

Ich will nun einige Beobachtungen mittheilen, welche sich auf die Entstehung der Chlorophyllkörner in mit Stärke gefüllten Primordialblättern beziehen. Ich untersuchte Primordialblätter von *Zea Mais*. Das Meristem derselben enthält reichlich Stärke, welche aus dem Endosperm bei beginnender Keimung hieher geleitet und daselbst zum Stärkekorn organisirt wurde. — Ist Schimper's Ansicht allgemein gültig, so muss hier entsprechend der grossen Zahl der Stärkekörner auch eine grosse Zahl von Stärkebildnern nachgewiesen werden können, und zwar muss dieser Nachweis bereits in den Blattanlagen während der Samenruhe gelingen. Trotz eingehender Untersuchung konnte ich jedoch weder im ruhenden Samen noch beim Beginn der Keimung irgend welche differenzirte Stärkebildner auffinden. Der Plasmakörper der Meristemzellen erscheint hyalin; farblos und gliedert sich in einem ziemlich dicken Wandbeleg und eine centrale, mit dem

¹ Vergl. die Figur 27, Taf. II in Tschireh's Untersuchungen über das Chlorophyll.

Wandbeleg durch einige Plasmazüge verbundene Kerntasche. Im Plasma liegen zerstreut grössere und kleinere Stärkekörner (Fig. 26, 27, 28), deren Zahl mit dem Fortschreiten der Keimung bedeutend zunimmt. Figur 29 stellt die Flächenansicht eines Wandbelegstückes nach Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln dar; man sieht da wieder die bekannte Struktur; in den ziemlich weiten Maschen des Netzes liegen die mitunter polygonalen Stärkekörner. Die Balken des Netzes sind von winzig kleinen, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzt, deren Natur ich ihrer Kleinheit wegen nicht genau bestimmen konnte. In älteren Blattpartien (beiläufig aus der Mitte eines 1 Cm. langen ergrüntes Blattes, das bereits die Scheide durchbrochen hat) finde ich das Plasma um die Stärkekörner herum ergrünt; genaue Untersuchung lehrt, dass diese ergrüntes Stellen dichter als das angrenzende Plasma sind, man gewinnt da den Eindruck von ganz schwach contourirten Chlorophyllkörnern mit einem oder mehreren Stärkeeinschlüssen (Fig. 30). Verfolgt man nun die Chlorophyllkörner bis zur Blattspitze, so sieht man je näher den ältesten Blatttheilen die Stärkeeinschlüsse desto kleiner werden, bis endlich an der Blattspitze selbst die Stärke grösstentheils verschwunden ist; die Chlorophyllkörner sind hier scharf begrenzt und intensiv grün gefärbt; hier sind die Chlorophyllkörner auch in lebhafter Theilung.

Bleibt die Pflanze im Dunkeln, so spielt sich derselbe Vorgang ab, nur verläuft er träger; die Stärke verschwindet langsamer, die Differenzirung des Plasma erfolgt viel später.

Die an den jungen Maisblättern gemachten Beobachtungen ergaben mithin die Thatsache, dass in den Blattanlagen sich keine vorher differenzirten Stärkebildner vorfinden, dass vielmehr die während der Keimung aus dem Endosperm hieher geleitete Stärkesubstanz an verschiedenen Stellen des gerüstförmig gebauten Plasma zum Stärkekorn organisirt werden kann. Sehr frühzeitig stellen sich locale Verdichtungen im Plasma ein, das Centrum einer solchen Verdichtung bildet ein oder mehrere Stärkekörner. Die verdichtete Plasmamasse ergrünt am Lichte und erscheint als ein anfangs ganz schwach contourirtes Chlorophyllkorn, dessen Masse allmählich zunimmt bei gleichzeitiger Auflösung und gänzlichem Verschwinden der Stärke. Denselben Vorgang gibt

auch Schimper an für die Umwandlung der Stärkebildner zu Chlorophyllkörnern.¹ Bei dieser Auflösung der Stärke und der Zunahme der protoplasmatischen Grundlage des Chlorophyllkorns ist natürlich nicht an eine directe Umwandlung des Stärkekorns in Chlorophyllkorn zu denken; dass aber die Stärke bei der Keimung stärkehaltiger Samen zum Theil das Material für den Aufbau neuer Plasmamassen abgibt, wird wohl nicht geleugnet werden können.

Schliesslich sei es mir noch gestattet, einige Beobachtungen über Entstehung der Chlorophyllkörner bei *Elodea canadensis* mitzuthemen.

Von A. Meyer, der dieselbe Pflanze zum Studium vorliegender Frage benützte, wird angegeben, dass im Meristem des Vegetationspunktes, in den Blattanlagen und den jungen Blättern sehr kleine, schwach grüne Chlorophyllkörner vorkommen, welche sich weiter theilen;² von einer Entstehung der Chlorophyllkörner im Meristem wäre also keine Rede. Ich untersuchte zunächst das Meristem der Vegetationsspitze. Die Zellen daselbst führen auffallend grosse Kerne mit grossen Kernkörperchen. Das Plasma ist schäumig, vacuolenreich. Der Kern liegt in einer hyalinen Kerntasche, welche durch kurze, ziemlich deutliche Plasmafäden mit dem wenig entwickelten Wandbeleg verbunden ist. Von Chlorophyllkörnern, wie sie Meyer beschreibt, fand ich nichts.

Wohl entdeckt man hie und da im Wandbeleg oder in dem centralen Plasma unendlich kleine, nicht gefärbte Körnchen (ähnlich wie im Maisblatte), welche ihrer Kleinheit wegen sich nicht genau bestimmen liessen. Es schien mir wohl einigemal, dass sie auf Zusatz von absolutem Alkohol oder Äther verschwunden sind; doch will ich dieser Beobachtung keine allgemeine Gültigkeit beimessen, da durch Einwirkung genannter Flüssigkeiten der Plasmakörper grumös wird, wodurch die allenfallsige Anwesenheit obiger Körnchen verdeckt wird. Stärke lässt sich in den jüngsten Meristemzellen nicht nachweisen; erst 4–6 Zellhöhen unter dem Stammscheitel kommen kleine Stärkekörnchen vor; dort findet man auch einige schwachgrüne Chlorophyll-

¹ L. c. p. 895. — ² L. c. p. 78.

körner. Mitunter erhält man den Eindruck, als ob auch im Scheitelmeristem schwachgrün gefärbte Chlorophyllkörner vorhanden wären. Genaue und verschiedene Einstellung lehrte mich jedoch, dass diese scheinbaren Chlorophyllkörner nur besonders scharf hervortretende Theile der zwischen centrale Plasma und Wandbeleg befindlichen Verbindungsfäden sind. Die Blattanlagen verhalten sich ähnlich wie das Meristem der Vegetationsspitze; die obersten farblosen Blattanlagen enthalten keine Stärke und keine differenzirten Plasmakörper; beiläufig 0.3 Mm. unterhalb der Spitze führen die Blattanlagen einige wenige Stärkekörner und dann auch Chlorophyllkörner; erstere aber meist ausserhalb letzterer.

Häufig sind auch hier die jungen Chlorophyllkörner spindelförmig. In einzelnen Zellen des Blattmeristems erscheint das Plasma hyalin, durchsichtig; in diesem Falle kann man an einzelnen gar nicht scharf begrenzten Stellen des farblosen Plasmakörpers ein schwaches Ergrünen beobachten. Die Intensität der Farbe nimmt mit dem Alter der Blattanlage zu; gleichzeitig findet man auch diese Stellen dichter als das farblos gebliebene Plasma werden und sich mit schärferen Contouren umgeben.

Zusammenfassung der Resultate.

Im ruhenden Samen von *Helianthus annuus* in den jüngsten Meristemen der Blattanlagen von *Allium Cepa*, *Zea Mais*, *Elodea canadensis* führt das Zellplasma, kleine körnige plasmatische Einschlüsse, wie Chlorophyllkörner oder deren farblose Grundlagen.

Wenn solche später auftreten, so müssen sie mithin an Ort und Stelle entstanden sein.

Die Entstehung der Chlorophyllkörner (Eliolinkörner) ist die Folge eines im Zellplasma vor sich gehenden Differenzirungsvorganges, der auf einer local beschränkten Verdichtung der Gerüstsubstanz des Zellplasma beruht. Die Verdichtung wird, wie die Beobachtungen an den Cotylen von *Helianthus* lehren, wahrscheinlich durch im Zellplasma eintretende Contractionen der Gerüstsubstanz, hervorgerufen durch Wasserverlust, verursacht.

Zwischen den differenzirten Plasmapartien bleibt stets ein Theil des Zellplasma in Form von Fäden, die sich nicht gelb oder grün färben, zurück; dieselben sind selten direct sichtbar, treten nur bei Einwirkung wasserentziehender Mittel deutlich hervor. Die jungen Chlorophyllkörner (Etiolinkörner) besitzen häufig spindel- oder stäbchenförmige Gestalt. Die Spindeln sind untereinander orientirt (*Allium*, *Galanthus*) und nehmen erst später die typische Scheiben- oder Kugelform an.

Die Differenzirung des Zellplasma geht am lebhaftesten im Wandbeleg vor sich; sie ist unabhängig vom Einfluss des Lichtes, wenn auch das Licht einen beschleunigenden Einfluss ausübt, und findet sehr frühzeitig statt, meist schon in den ersten Entwicklungsstadien des betreffenden Organs.

Ein Ergrünen des gesammten Zellplasma und nachherige Differenzirung (Zerfall) des letzteren kommt niemals vor. Ist Stärke vorhanden, so verdichtet sich das Zellplasma um die Stärkekörner; innerhalb der dichten Plasmahüllen wird allmählich die Stärke aufgelöst bei gleichzeitigem Ergrünen und Substanzzunahme der Plasmahülle (*Zea Mais*).

Endlich lehrten die Beobachtungen, dass die Stärkesubstanz in lebhaft vegetirenden, plasmareichen Organen nicht, wie angenommen wird, nur in vorhergebildeten Plasmakörpern, den Stärkebildnern, zu Stärkekörner organisirt werden könne, sondern an beliebigen Stellen des Zellplasma (*Zea Mais*).

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Beobachtungen wurden mit Hartnack's Immersions-system XV und Ocular 3 gemacht.

Tafel I.

Fig. 1—12. Cotylen von *Helianthus annuus*.

- „ 1. Aleuronkorn aus dem ruhenden Samen nach Behandlung mit Äther.
- „ 2. Zelle aus dem Cotyledon eines ruhenden Samens nach Behandlung mit Äther und concentrirter Essigsäure.
- „ 3. Zelle aus dem Cotyledon eines keimenden Samens (Wandbeleg in der Flächenansicht).
- „ 4. Dieselbe Zelle nach Behandlung mit Äther.
- „ 5. Dieselbe Zelle, Wandbeleg im Durchschnitt.
- „ 6 u. 7. Zelle aus dem Cotyledon; vorgeschrittenes Entwicklungsstadium, Wandbeleg in der Flächenansicht.
- „ 8. Wandbeleg im Durchschnitt.
- „ 9. Dieselbe Zelle nach Behandlung mit Äther.
- „ 10. Zelle eines Entwicklungsstadiums wie in Fig. 7 über Einwirkung einer concentrirten Zuckerlösung.
- „ 11. Palisadenzelle nach Behandlung mit Zuckerlösung und Äther.
- „ 12—16. *Allium Ceba*.
- „ 12. Parenchymzelle mit spindelförmigen Chlorophyllkörnern.
- „ 13. Meristemzelle einer Blattanlage. Wandbeleg in der Flächenansicht.
- „ 14. Meristemzelle im Durchschnitt.
- „ 15. Meristemzelle Centrales Plasma.
- „ 16. Meristemzelle nach Behandlung mit absolutem Alkohol (Wandbeleg).

Tafel II.

Fig. 17. Junge Parenchymzellen von *Allium*; unter Einwirkung einer Zuckerlösung, das Plasmagerüst tritt hervor.

- „ 18. Parenchymzellen von *Allium* mit jungen, spindelförmigen Chlorophyllkörnern.
- „ 19—22. *Galanthus nivalis*.
- „ 19. Wandbeleg mit spindelförmigen Chlorophyllkörnern.
- „ 20. Eliolinkörner aus der Blattbasis.
- „ 21. Eliolinkörner aus einer Parenchymzelle nahe der Blattbasis; Wandbeleg nach Einwirkung von Zuckerlösung.

